

RECHERCHE DES CORRÉLATIONS DANS LE THALLE DE LA PHÉOPHYCÉE *BACHELOTIA ANTILLARUM*.

2. CORRÉLATIONS ENTRE LES DIFFÉRENTS SEGMENTS D'UN MÊME FILAMENT

Sanaa SHANAB et Mahmoud Hafez ABDEL RAHMAN

Département de Botanique, Faculté des Sciences,
Université du Caire, Egypte.

RÉSUMÉ: - Dans le thalle hétérotriche de la Phéophycée *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales), formé de filaments haplostiques dont les uns sont dressés (FD) et les autres rampants (FR), différents segments ont été isolés et leur devenir en culture ■ été suivi.

Ont ainsi été étudiés, à partir de FD, des segments représentant 1) la zone basale (ZB), 2) la zone méristématique (ZM), 3) la ZB et la ZM associées, 4) la partie proximale de la zone apicale (ZAP) et 5) la partie distale (ZAD) de cette même zone. Dans les FR, on ■ étudié de même 1) la cellule apicale (CA), 2) l'ensemble des trois cellules terminales (3C) et 3) l'une des cellules intercalaires (CI). Chaque segment a été orienté en position soit verticale soit horizontale et, pour tout segment de FD comportant sa base, celle-ci était soit pourvue soit dépourvue de la cellule de FR l'ayant produit (cellule-mère).

Chez les FD se manifeste une polarité variable le long du filament; forte en ZB, elle est moins marquée en ZM et en ZAP, mais reprend de la vigueur en ZAD. Elle est renforcée en ZM lorsque celle-ci est associée à la ZB. Il ne peut exister de FD sans ZM et la ZM ne peut exister sans FR, si bien qu'une néoformation de ZM dans un segment doit être précédée d'une formation de FR. Pour qu'une telle néoformation ait lieu, il faut à la fois un stimulus provenant du système rampant (représenté par un FR ou seulement par la cellule-mère du FD) et la présence d'une cellule capable de division. Certaines cellules de FD sont incapables de se diviser pour former une nouvelle cellule de FD; ceci doit être considéré comme une différenciation cellulaire bien qu'elle soit indécidable au plan cytologique. Cette différenciation, qui s'acquiert par vieillissement ou à la suite d'un traumatisme (section de la cellule voisine), peut s'exprimer aussi par un blocage total de l'élongation. Toutes les cellules des FD sont capables de former un FR, et elles y semblent d'autant plus aptes qu'elles sont plus profondément différenciées. Chez les FR, les différentes zones considérées réagissent de façon semblable, avec seulement des différences d'intensité dans les réponses. Il existe une polarité, manifestée essentiellement à l'extrémité distale où est le siège privilégié de la croissance et où ne se révèle aucune corrélation. La cellule apicale possède toutes les potentialités du système rampant.

ABSTRACT - From the heterotrichous thallus of the Phaeophyceae *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales) made of haplostichous creeping (FR) and erect filaments (FD), selected segments have been isolated and cultivated.

In the FD have been experienced segments corresponding with 1) the basal zone (ZB), 2) the meristem zone (ZM), 3) the associated ZB and ZM, 4) the proximal part of the apical zone (ZAP) and 5) the distal part of the same (ZAD); in the FR have been similarly studied 1) the apical cell, 2) the both three terminal cells and 3) one intercalary cell. Each segment has been vertically or horizontally orientated and, in case of FD segments including their basement, the mother-cell - that is the cell on which the FD was born - was present or not.

In the FD is revealed a polarity varying along the filament; it is strong in ZB, lighter in ZM and in ZAP, and strong again in ZAD; it is strengthened in ZM associated with ZB. There are no FD without ZM, and no ZM without FR, so the neoformation of a ZM in a segment must be preceded by a FR formation. To obtain such a neoformation, both a stimulus issued from the creeping system (a FR or only a mother-cell) and the presence of a divisible cell, are needed. Some FD cells are unable to divide to give a new FD cell; this must be considered as a cellular differentiation, in spite of the fact it is not obvious on cytological characters. The differentiation is caused by ageing or by a stress (i. e. the cutting of the adjacent cell) and can be also expressed by the complete interruption of the cell elongation. All the FD cells are able to produce one FR and they seem as able to do it than they are more differentiated. In the FR, the different zones react in similar manner and only their intensity responses are different. A polarity is existing; it is especially evident in the distal extremity that is the privileged site of growth and don't reveals any correlation. All the potentialities of the creeping system are contained in the apical cell.

MOTS CLÉS : morphogenèse, corrélations, polarité, différenciation cellulaire, *Phaeophyceae*, *Bachelotia*.

INTRODUCTION

Ainsi qu'il a été dit déjà dans une publication antérieure (Shanab, 1989), la morphogenèse des algues de type nématothallien - c'est-à-dire formées de filaments haplostiques ramifiés sans organisation hiérarchique - n'a fait jusqu'à présent l'objet que d'études limitées et peu nombreuses. En particulier, rien ne nous est encore connu d'éventuelles corrélations entre différentes parties d'un même filament de nématothalle.

Afin de rechercher celles-ci, on a utilisé à nouveau la Phéophycée *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales) qui, par sa facilité de culture et de manipulation, constitue un très bon matériel expérimental (Shanab, 1989). En particulier, à la vue des trois zones très distinctes qui caractérisent les filaments dressés, on peut se demander si les différents segments correspondants se développent indépendamment les uns des autres et en outre si la polarité est constante tout au long du filament. De plus, bien que les filaments rampants paraissent être d'une constitution homogène, on peut penser que le fonctionnement de leurs parties jeunes n'est pas nécessairement le même que celui de leurs parties âgées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel vivant employé a été décrit dans une publication antérieure (Shanab, 1989).

Principe des expériences

Le principe a consisté à étudier le comportement morphogénétique de filaments ou de segments de filaments isolés de l'organisme, par comparaison avec le comportement de ces mêmes éléments laissés en place. On a toujours veillé à ce que les deux pôles des segments soient constamment identifiables, au besoin en ménageant un repère constitué par une paroi cellulaire vide conservée à une des extrémités. A chaque fois, les filaments ou segments ont été disposés dans l'espace selon leur orientation naturelle (verticale ou horizontale) tandis que d'autres étaient placés dans la direction perpendiculaire (respectivement horizontale ou verticale); on a utilisé pour cela la propriété que possèdent les fragments de *B. antillarum* d'adhérer au substrat en quelques heures après avoir été détachés du thalle (Shanab & Magne, 1985).

Conditions des expériences

Chaque sujet expérimental est constitué par 50 filaments (ou segments) de même âge et même longueur, obtenus déjà dans les mêmes conditions que celles des expériences: température 20°C, photopériode de 16h par jour, lumière fournie par des tubes fluorescents (Mazda) de type "blanc brillant de luxe", d'énergie $60 \mu\text{Ein}^{-2}\text{s}^{-1}$, issue d'en haut et de direction strictement verticale, milieu ES de Provasoli (1968). Toutes les expériences ont duré 4 jours et ont été exécutées deux fois.

Expression des résultats

Les résultats sont récapitulés sous forme de schémas sur les figures 1 à 8. Filaments ou segments y sont représentés avant et après expérience, avec les conventions suivantes. Tout d'abord, les cellules qui ont constitué la bouture à l'origine (et qui ne subissent ensuite plus de division) sont figurées en gris; elles restent reconnaissables jusqu'à la fin de l'expérience grâce à certains caractères (couleur, épaisseur des parois). Ensuite, dans le cas des filaments dressés où la cellule de filament rampant qui les supporte (et qui leur a donné naissance, si bien qu'elle sera ici désignée comme leur cellule-mère) a été conservée, cette dernière régénère un filament rampant qui a été figuré à l'aide de contours en traits pointillés.

Après de chaque dessin est porté un nombre qui est, soit celui des sujets présentant la morphologie générale qui est figurée, soit celui des sujets affectés du détail indiqué par une flèche. Enfin, ces dessins sont complétés par des données numériques indiquant la fréquence des mitoses (le filament rampant néoformé

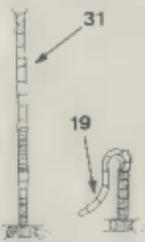
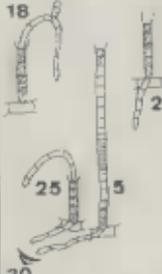
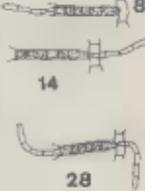
	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après (1)(2)				
Mitoses (3)	0.95 ± 0.14	1.29 ± 0.34	0.94 ± 0.32	0.33 ± 0.06
(4)	---	0.88 ± 0.26	---	0.19 ± 0.04
(cell./j.) (5)	4.21 ± 1.20	0.42 ± 0.34	3.04 ± 1.18	---
(6)	4.76 ± 1.34	2.59 ± 0.98	3.98 ± 1.50	0.72 ± 0.12

Fig. 1 - Comportement de segments de filaments dressés après isolement. Zone basale. (1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets qui ont formé le filament désigné par la flèche. - (3): dans le filament néoformé à l'apex. - (4): dans le(s) filament(s) rampant(s) né(s) des cellules de la zone proximale. - (5): dues à l'activité de la zone méristématique. - (6): total des régions (3), (4) et (5).

par la cellule-mère n'est jamais pris en compte au cours de ce calcul; ces données sont elles-mêmes assorties d'un intervalle de confiance à $\pm 5\%$ près.

EXPÉRIENCES ET RÉSULTATS

1 - Étude des filaments dressés

A propos de ceux-ci et de leur zone basale, s'est posée la question de savoir si la cellule de filament rampant qui les supporte - leur cellule-mère - doit être considérée comme associée au filament dressé ou doit en être tenue pour complètement indépendante. Dans l'impossibilité de trancher, il a été décidé de

mener parallèlement les expériences sur du matériel privé de cellules-mères et sur du matériel qui en était pourvu; ce dernier cas a présenté en outre l'avantage de tenir le filament dressé à l'abri de toute lésion.

Successivement, on examinera le comportement après isolement 1) de la zone basale, 2) de la zone méristématique, 3) d'un segment comprenant ces deux dernières zones, et enfin 4) de la zone adulte; toutefois, on distinguera la partie proximale de celle-ci (la partie la plus proche du méristème et donc la plus jeune) de sa partie distale (la plus âgée).

Zone basale: figure 1

Lorsque la cellule-mère a été conservée - le segment étant maintenu indifféremment vertical ou horizontal - une partie des segments (sensiblement la moitié) évolue, chacun reconstituant un filament dressé adulte avec les trois zones caractéristiques; la cellule en position distale sur la bouture n'y joue aucun rôle.

La zone basale dont on est parti est donc conservée et elle a régénéré une zone méristématique. Cette régénération s'est faite à partir de l'une des cellules distales - mais non la dernière - de la bouture; toutes les autres cellules n'ont fait que persister sans se diviser, ainsi que l'attestent leurs caractères: forme et proportions conservées, contenu plus dense que celui des cellules néoformées.

Les segments qui n'ont pas régénéré de filament dressé adulte ont, tout en conservant eux-même leur longueur initiale, produit à leur extrémité distale un filament de type rampant.

Lorsque la cellule-mère au contraire est absente, une zone méristématique n'est régénérée que beaucoup plus rarement (10% des cas), et seulement par des filaments en position verticale. Parmi ceux qui ne réagissent pas ainsi, une moitié environ forment, quelle que soit leur position, un filament de type rampant à chacune de leurs extrémités tandis que les autres n'en forment qu'un seul, à l'un ou à l'autre pôle.

En résumé, on note que la zone méristématique, et plus tard le filament tout entier, ne sont régénérés avec une fréquence importante qu'en présence d'une cellule-mère; en son absence, cette régénération est nulle ou seulement faible.

Zone méristématique: figure 2

La zone méristématique ne se comporte pas de façon identique selon qu'elle est incluse dans un filament dressé intact ou qu'elle est isolée.

Dans le premier cas, toutes ses cellules semblent pouvoir se diviser pour donner des cellules qui vont, soit pérenniser le méristème, soit cesser de se diviser puis s'allonger et, en s'ajoutant à celles qui existent déjà, contribuer à l'allongement du filament dressé. Dans le cas d'un segment méristématique isolé (Fig. 2) au contraire, et comme l'examen des caractères des cellules permet de le vérifier, seules continuent à se diviser quelques cellules (2 ou 3) qui en occupent la partie médiane; les autres se mettent en repos et on les retrouve en fin d'expérience, inchangées et vraisemblablement sénescents, en deux séries situées

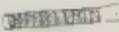
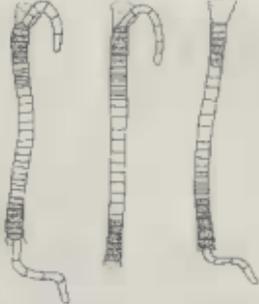
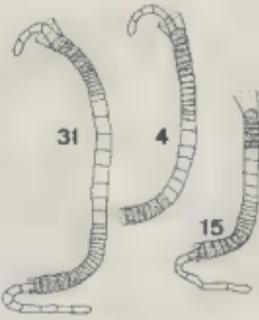
	Position verticale	Position horizontale
Avant (1)		
Après (2)(3)	 36 3 11	 31 4 15
Mitoses (cell./j.)	distales : 1.20 ± 0.28 proximales : 1.88 ± 0.26	1.17 ± 0.28 1.78 ± 0.30

Fig. 2 - Comportement de segments de filaments dressés après isolement. Zone méristématique seule. (1); chaque sujet est constitué d'une série continue d'environ 10 cellules, prélevée au milieu de la zone méristématique. Son extrémité distale (= supérieure) est distinguée par des parois cellulaires vides qui y ont été conservées. - (2); les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (3); les nombres sont relatifs à des sujets dont la morphologie correspond aux dessins.

chacune à une extrémité du filament résultant; les cellules qui les séparent dérivent toutes des quelques cellules restées actives du milieu du segment initial.

Outre l'allongement dont ils sont ainsi le siège, les filaments sont capables de former, à leurs extrémités, un filament de type rampant. Il s'agit le plus souvent de l'extrémité proximale; mais dans 60 à 75% des cas, les deux extrémités produisent chacune un filament rampant, ce qui traduit l'acquisition d'une bipolarité; enfin, chez un faible nombre (< 10%), la polarité est inversée.

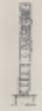
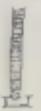
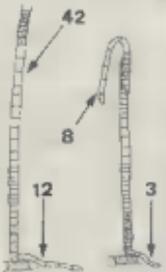
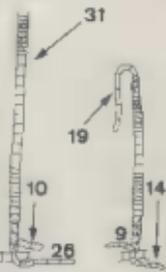
	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après (1)(2)				
Mitoses (cell./j.)	(3) 0.18 ± 0.12 (4) 0.18 ± 0.12 (5) 18.38 ± 1.49 (6) 18.71 ± 1.73	(3) 0.37 ± 0.23 (4) 2.64 ± 0.28 (5) 16.13 ± 1.32 (6) 19.16 ± 1.83	(3) 0.40 ± 0.16 (4) 0.33 ± 0.12 (5) 17.98 ± 1.75 (6) 18.71 ± 2.03	(3) 0.20 ± 0.15 (4) 2.42 ± 0.31 (5) 12.88 ± 1.13 (6) 13.20 ± 1.59

Fig. 3 - Comportement de segments de filaments dressés après isolement. Zone méristématique et zone basale associées. (1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets qui ont formé le filament indiqué par la flèche. - (3): dans le filament rampant néoformé à l'apex. - (4): dans le(s) filament(s) rampant(s) né(s) des cellules de la zone proximale. - (5): dues à l'activité de la zone méristématique. - (6): total des trois régions (3), (4) et (5).

Les résultats sont quasi identiques, que les sujets aient été maintenus en position verticale ou horizontale. La nature des filaments régénérés est donc insensible aux variations de lumière et de gravité accompagnant les changements d'orientation.

On note qu'invariablement une zone méristématique néoformée s'accompagne d'un filament rampant.

Zone méristématique + zone basale: Figure 3

Le filament dressé poursuit au début un développement normal, que la cellule-mère soit présente ou non; la zone méristématique continue à fonctionner et bientôt se forme au-dessus d'elle une zone apicale constituée de cellules adultes; la régénération du filament dressé est donc toujours complète dans ce cas.

La cellule basale et celles qui la surmontent immédiatement produisent des filaments de type rampant, avec une fréquence plus élevée lorsque la cellule-mère a été supprimée.

La zone apicale, qui surmonte la zone méristématique elle-même, est en réalité complexe; son examen attentif montre qu'il faut faire une distinction entre les quelques cellules (2 à 5) les plus distales et celles qui sont situées entre elles et la zone méristématique. Les premières, qui sont en fait les cellules de la zone méristématique d'origine les plus proches de la section, sont à contenu dense et d'une hauteur réduite, c'est-à-dire telles qu'elles étaient au début de l'expérience: elles ont subi un arrêt de croissance brutal. Les secondes, qui présentent un contenu clair et des proportions sensiblement isodiamétriques, dérivent de l'activité récente du méristème et parviennent à un développement normal.

L'extrémité de cette zone apicale peut former, à partir de la cellule qui se trouve en position terminale, et quelles que soient les conditions, un filament de type rampant, comme au cours de l'expérience précédente. Toutefois, la comparaison avec les résultats de cette dernière montre que, lorsque les zones basale et méristématique restent associées, le nombre de cas de bipolarité et d'inversion de polarité est nettement moindre, ce qui tendrait à prouver que la présence de la zone basale renforce la polarité des filaments dressés.

Enfin l'association constante d'une zone méristématique à un filament rampant, déjà observée précédemment, se trouve confirmée.

Zone apicale (extrémité proximale): Figure 4.

Les segments utilisés comprenaient environ 6 cellules.

Leur croissance est, d'une façon générale, bien moins active que celles des segments isolés d'autres zones, ainsi que le montre la comparaison des fréquences mitotiques.

Ils sont capables de produire un filament de type rampant à l'une ou l'autre de leurs extrémités et même, chez plus de la moitié d'entre eux, simultanément aux deux extrémités quelle que soit la position dans laquelle on les a placés.

La proportion très importante de filaments rampants néoformés en position distale indique que la polarité au niveau de la zone apicale-proximale est très diminuée, traduisant une nette diminution des contrôles corrélatifs au sein du segment isolé. D'autre part, il n'y a croissance intercalaire que dans un nombre de cas limité (surtout en position horizontale) et cette croissance résulte toujours de l'activité d'un méristème néoformé. Elle ne s'effectue pas, d'ailleurs, nécessairement à partir des cellules de l'extrémité du segment la plus proche du méristème d'origine, qui devraient logiquement être les plus aptes à se diviser. Elle s'effectue au contraire à partir de cellules plus éloignées; cela signifie que les cellules quiescentes situées immédiatement au-delà d'un méristème ne sont pas nécessairement dépourvues de pouvoir de division.

Zone apicale (extrémité distale): Figure 5

Là encore, les segments isolés utilisés étaient formés d'environ 6 cellules.

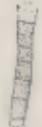
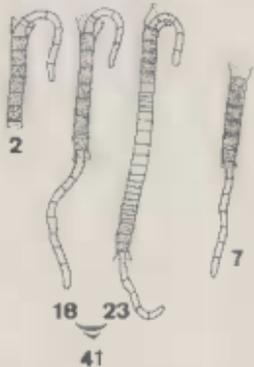
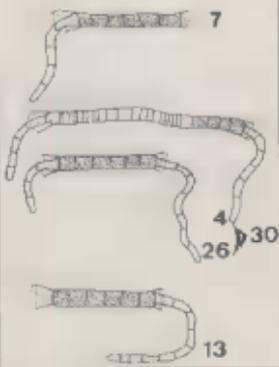
	Position verticale	Position horizontale
Avant		
Après (1) (2)		
Mitoses (cell./j.)	distales : 1.74 ± 0.41 proximales : 1.88 ± 0.36	0.78 ± 0.22 1.38 ± 0.33

Fig. 4 - Comportement de segments de filaments dressés après isolement. Zone apicale-proximale. (1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets dont la morphologie correspond aux dessins.

Ils n'ont manifesté aucun pouvoir de croissance intercalaire et il n'y est apparu aucun méristème. Les néoformations sont constituées uniquement de filaments rampants formés en très grande majorité à la partie basale. Le nombre de cas de néoformations aux deux extrémités y est très sensiblement inférieur à celui qui a été constaté au niveau de la zone apicale-proximale (20 et 26% contre 60 à 80%), ce qui indique une meilleure conservation des contrôles corrélatifs liés au maintien de la portion distale du filament.

L'orientation des segments dans l'espace au cours de la régénération est sans action morphogénétique.

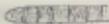
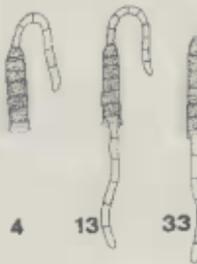
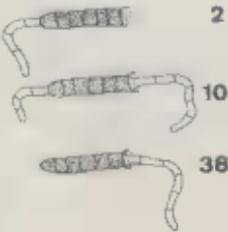
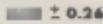
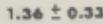
	Position verticale	Position horizontale
Avant		
Après (1)(2)	 4 13 33	 2 10 38
Mitoses (cell./j.)	distales : 0.33 ± 0.24 proximales : 1.26 ± 0.26	 ± 0.24  ± 0.33

Fig. 5 - Comportement de segments de filaments dressés après isolement. Zone apicale-distale. (1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets dont la morphologie correspond aux dessins.

2 - Étude des filaments rampants

On s'est limité à la recherche des potentialités de la cellule apicale, des trois cellules terminales et enfin d'une cellule intercalaire prélevée dans une partie déjà âgée (5e ou 6e cellule à partir de l'apex).

Cellule apicale: Figure 6

En position verticale (c'est-à-dire redressée par rapport à sa position naturelle), la cellule apicale de filament rampant poursuit, dans presque tous les cas, une croissance apicale qui mène à la formation d'un filament rampant; mais cet-

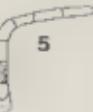
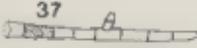
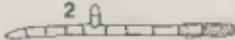
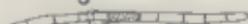
	Position verticale	Position horizontale
Avant		
Après (1)	 45  5	 37  2  5  6 11
Mitoses (cell./j.)	distales : 1.09 ± 0.10 proximales : 0.03 ± 0.03	1.65 ± 0.41 1.34 ± 0.28

Fig. 6 - Comportement de segments de filaments rampants après isolement. Cellule apicale isolée. (1): les nombres sont relatifs aux sujets dont la morphologie correspond aux dessins.

te croissance distale peut, dans 10% des cas environ, être accompagnée de la formation - avec une vitesse beaucoup plus faible - d'un second filament rampant, à l'extrémité proximale.

En position horizontale (position naturelle), cette même cellule, dans la presque totalité des cas (96%), produit là encore un filament rampant par croissance apicale; dans 4% des cas seulement ce filament rampant est produit par l'extrémité proximale. Cette croissance apicale est accompagnée, chez 20% environ des sujets qui la manifestent, de la formation d'un second filament, à partir de l'extrémité proximale de la cellule de départ; enfin, chez la moitié environ des sujets ainsi pourvus de deux filaments, le filament "proximal" est de type dressé et croît perpendiculairement au filament d'origine.

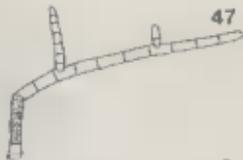
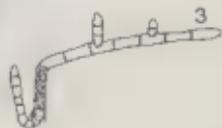
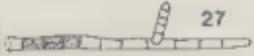
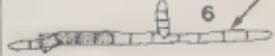
	Position verticale	Position horizontale
Avant		
Après (1)	 47  3	 27  17  6 23
Mitoses (cell./j.)	distales : 3.93 ± 0.57 proximales : 0.11 ± 0.14	3.34 ± 0.41 0.73 ± 0.25

Fig. 7 - Comportement de segments de filaments rampants après isolement. Trois premières cellules apicales. (1): les nombres sont relatifs aux sujets dont la morphologie correspond aux dessins.

Trois premières cellules apicales: Figure 7

Chez la presque totalité des sujets en position verticale, la cellule apicale continue à se diviser et forme un filament rampant qui ensuite, par sa fonction naturelle, donne naissance à des filaments dressés et à des ramifications de type rampant, semblables à lui-même. En outre, mais dans un nombre de cas réduit (4^{es}), le pôle proximal peut engendrer un filament dressé.

Par contre, en position horizontale, l'activité apicale est un peu réduite tandis que la croissance de la partie proximale est stimulée; la moitié des sujets ont donné à ce pôle un filament de type dressé.

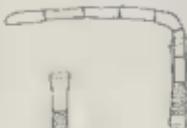
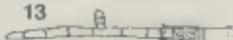
	Position verticale	Position horizontale
Avant (1)		
Après (2)	 	   
Mitoses (cell./j.)	distales : 0.92 ± 0.17 proximales : 0.29 ± 0.16	2.33 ± 0.37 1.53 ± 0.33

Fig. 8 - Comportement de segments de filaments rampants après isolement. Cellule intercalaire. (1): le plus long segment de paroi vide indique le pôle distal de la cellule. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets dont la morphologie correspond aux dessins.

Cellule intercalaire: Figure 8

Maintenue en position verticale, une cellule intercalaire isolée reconstitue un seul filament rampant qui naît chez 20% des sujets au pôle proximal et chez 80% au pôle distal; dans ce dernier cas le filament néoformé est initialement dressé par suite de la position de la cellule d'origine mais rapidement il se courbe et devient horizontal.

En position horizontale, c'est-à-dire naturelle, cette même cellule forme soit un seul, soit deux filaments rampants. Si un seul est formé (80% des cas), il l'est sensiblement deux fois plus souvent au pôle distal (28 sujets) qu'au pôle proximal (13 sujets). S'il s'en forme deux, on constate que le filament proximal est, dans la moitié des cas environ, un filament dressé.

DISCUSSION

I - Corrélations et potentialités chez les filaments dressés

Toute structure filamenteuse, en particulier haplostique, manifeste une polarité qu'on peut qualifier de fondamentale, qui se manifeste par une orientation constante des fuseaux de mitoses et dont résulte celle des plans de cloisonnements. Il peut s'y ajouter une polarité corrélatrice, révélée par l'existence de sites privilégiés de potentialités morphogénétiques.

L'étude du développement des différents segments prélevés sur des filaments dressés confirme ou révèle chez ceux-ci: 1) l'existence d'une polarité corrélatrice - qu'on pouvait déjà pressentir à la suite de l'étude morphologique, - 2) le pouvoir de différencier un méristème et enfin 3) le pouvoir de former un ou plusieurs filaments de type rampant.

Polarité corrélatrice

En fait, les deux dernières des propriétés des filaments dressés, citées ci-dessus, ne sont que des manifestations de la polarité corrélatrice elle-même, puisque dans les conditions normales les filaments rampants se forment à la base et le méristème à un certain niveau au-dessus de celle-ci.

La vigueur avec laquelle s'exercent les corrélations est variable tout au long du filament, et la polarité qui en résulte s'y manifeste avec plus ou moins d'intensité. Elle peut être considérée comme forte en zone basale puis relativement plus faible en zone méristématique ainsi qu'en zone adulte-proximale, c'est-à-dire là où les régénérations font apparaître une proportion élevée (60 à 75 et même 80%) de cas de bipolarité, plus quelques cas de polarité inversée. Elle redevient forte lorsqu'on passe à la zone adulte-distale, ce qui est attesté par des cas de bipolarité en faible quantité (20 à 26%). Le fait que la valeur de la polarité en zone méristématique augmente lorsque celle-ci reste associée à la zone basale montre qu'elle est, dans une certaine mesure, dépendante de cette dernière.

Néof ormation du méristème

Toutes les expériences réalisées ont confirmé le fait que les filaments dressés adultes ne s'accroissent que par des divisions intercalaires, et que celles-ci n'ont lieu qu'au niveau d'un méristème. La présence d'un méristème est donc la première condition de l'existence d'un filament dressé.

On observe d'autre part qu'un méristème est toujours accompagné d'un filament de type rampant dans son voisinage immédiat. On peut en déduire que la présence du premier est conditionnée par celle du second et que, très vraisemblablement, celui-ci induit la formation de celui-là: un méristème - donc un filament dressé - ne peut exister sans un système rampant. On s'explique alors que toute régénération à partir d'un segment de filament dressé débute par la formation d'au moins un filament de type rampant; dans un tel cas, l'élément (ou les éléments) rampant néoformé naît toujours sur les cellules les plus âgées de

l'élément dressé, à l'exception de quelques cas particuliers (figures 1, 4 et 5) où cette néoformation reste limitée aux cellules les plus jeunes: une explication en sera proposée plus loin.

Deux facteurs semblent nécessaires pour la néoformation d'un méristème.

Il faut tout d'abord une stimulation provenant de la base du thalle. L'étude de la zone basale (figure 1) a montré qu'elle peut être fournie par la cellule-mère mais, dans la majorité des filaments régénérés à partir de fragments, elle provient du (ou des) filament de type rampant.

Il faut ensuite qu'existe au moins une cellule capable de division. Une néoformation de méristème n'a lieu en effet qu'à partir de cellules elles-mêmes méristématiques - et il n'y a alors aucun échec (cf. figures 2 et 3), - ou à partir de cellule(s) proche(s) d'une zone méristématique préexistante et encore douée(s) de la faculté de division; dans ce dernier cas, les échecs qui se produisent peuvent être attribués à une section qui n'aurait pas laissé subsister une seule de ces cellules (cf. figures 1 et 4) et des cellules trop éloignées du méristème ne permettent jamais une néoformation de celui-ci (figure 5).

On est ainsi amené à admettre que, en dépit de leur aspect et de leur structure cytologique qui varient fort peu, les cellules des filaments dressés (au moins) acquièrent une différenciation.

Différenciation cellulaire dans le filament dressé

Avec les moyens d'investigation cytologique utilisés maintenant, cette différenciation ne semble pas pouvoir être caractérisée par des marqueurs, mais indirectement par la révélation expérimentale des potentialités cellulaires; on pourra ainsi définir comme cellule différenciée une cellule qui n'est plus capable d'effectuer une division conduisant à la formation d'une autre cellule de type dressé.

On en rencontre des exemples dans la zone apicale-distale (figure 5) où toutes les cellules sont de ce type, et aussi dans les zones basale et apicale-proximale qui fournissent un certain pourcentage de régénérations de méristèmes, ces derniers devant être considérés comme dérivant de cellules non différenciées en mélange avec les cellules différenciées. Peut-être pourrait-on caractériser et distinguer les unes des autres ces deux sortes de cellules en déterminant la phase du cycle mitotique dans laquelle se trouve leur noyau à l'état de repos, définitif ou seulement intercinétique, selon le cas. Il serait également d'un grand intérêt de déterminer la durée des différentes phases de ce cycle. Les tentatives de mesures cytospectrophotométriques effectuées dans ce but ont dû être abandonnées, les noyaux de *B. antillarum* étant trop peu chromatiques pour la sensibilité de l'appareil dont on a pu disposer.

Cette différenciation semble pouvoir s'acquérir de deux façons au moins. Tout d'abord, par le processus naturel du vieillissement, comme c'est le cas pour les cellules de l'apex des filaments adultes. Ensuite, par un traumatisme tel que la section du filament; on constate en effet, à la suite des sections qu'il a fallu pratiquer pour isoler des segments expérimentaux, que jamais les cellules qui en sont le plus voisines ne donnent lieu ensuite à des néoformations de méristèmes. Ainsi, dans les cas de régénérations obtenues à partir des zones basale (figure 1) et

apicale-proximale (figure 4), jamais un méristème néoformé ne dérive de la cellule la plus proche de l'ancien méristème (cellule qui de ce fait était à l'origine la plus apte à pouvoir se diviser). Il en est de même dans les cas de segments de la zone méristématique (figure 2) où chaque segment expérimental, prélevé dans la partie centrale du méristème, est à l'origine constitué uniquement de cellules indifférenciées. Au cours de cette même expérience, on peut en outre observer que les cellules ainsi traumatisées, non seulement sont devenues incapables de se diviser, mais encore ne peuvent plus atteindre leur longueur normale: leur développement a été brusquement bloqué, et définitivement semble-t-il, puisqu'aucun signe d'une reprise de celui-ci n'a été noté au cours des jours suivants. L'état atteint peut être considéré comme ayant dépassé une simple différenciation: c'est une sénescence.

La nature et le mécanisme de l'inhibition consécutive à une section nous sont pour le moment inconnus. Tout au plus peut-on penser qu'il existe vraisemblablement un lien avec la destruction des plasmodesmes qui reliaient la cellule restante à celle qui a été détruite par la section, car des plasmodesmes existent entre les cellules de *B. antillarum* (Magne, 1976, fig. 7).

Production de filaments rampants

L'incapacité des cellules différenciées à former de nouvelles cellules de type dressé - caractère qui paraît bien être irréversible - ne signifie pas qu'elles ont perdu toute faculté de se diviser. Elles peuvent au contraire subir une mitose qui conduit obligatoirement à un filament de type rampant, et elles y sont d'autant plus aptes qu'elles sont plus âgées; on a en effet noté à plusieurs reprises que les filaments néoformés apparaissent en priorité sur les cellules les plus âgées des segments ou des individus, qui peuvent être aussi bien les cellules les plus basales que les plus apicales (figure 3). Il existe pourtant quelques exceptions à cette règle, lorsque sur un segment en régénération la plus jeune de ces cellules est le point de départ d'un filament rampant (cf. figures 1, 4 et 5). On peut penser que dans de tels cas la cellule restée active - qui est toujours une cellule adjacente à une section - a acquis par traumatisme l'état indifférencié, ce qui constitue dans une certaine mesure une preuve en retour de la réalité de la maturation traumatique.

Tous les segments de filaments dressés se pourvoient d'un filament de type rampant à l'une de leurs extrémités au moins, et ceci quel que soit le niveau où ils ont été prélevés. On en déduit que toutes les cellules de filaments dressés sont capables de produire des filaments rampants. Cette potentialité, complètement masquée dans les conditions normales, est sous la dépendance d'une corrélation d'inhibition inhérente à la situation intégrée de la cellule dans le filament.

Les cellules des filaments dressés constituent donc le substrat potentiel des deux phénomènes antagonistes au plan de la cellule à un moment donné (bien que complémentaires au plan de l'organisme): la division productrice d'élément dressé et la division productrice d'élément rampant. Il ne fait pas de doute que les déterminismes respectifs ainsi que les mécanismes d'induction de ces deux phénomènes doivent être différents.

2 - Corrélations et potentialités chez les filaments rampants

Quelle que soit la région du filament considérée, les résultats sont dans l'ensemble très voisins et ne se distinguent, d'une région à l'autre, que par des différences d'intensité dans les réponses. Les cellules intercalaires ne manifestent pas de potentialités distinctes de celles de l'apex: on constate seulement, par rapport à celles-ci, une augmentation de la fréquence de l'induction au pôle proximal.

Il existe au sein de ces filaments rampants une polarité, indiquée par le lieu où se fait l'initiation de la régénération ainsi que la croissance; c'est essentiellement l'extrémité distale. Toutefois elle est relativement faible et une certaine indétermination subsiste car on observe toujours une faible proportion de croissance proximale (de l'ordre d'environ 10%) et même, s'il s'agit d'une cellule initiale isolée (cf. figure 8), une croissance uniquement proximale dans 20 à 26% des cas. Lorsqu'une croissance proximale a lieu, elle se traduit le plus fréquemment par une production dressée et, de plus, se trouve stimulée par la position horizontale, normale pour les filaments rampants.

La croissance apicale reste toutefois le mode de croissance fortement dominant, notamment par une vitesse de croissance toujours supérieure, et la tendance générale exprimée par les apex en régénération est, quelle que soit leur position, la continuation du développement du système rampant; il ne se révèle aucune corrélation qui aurait pu être masquée jusque-là.

La cellule apicale elle-même présente toutes les potentialités du système rampant, les trois cellules terminales n'en révélant pas plus qu'elle.

Ainsi les filaments rampants, remarquables déjà par leur simplicité de constitution, se distinguent en outre par leur simplicité de fonctionnement. Leurs différentes parties réagissant de façon semblable, on peut en conclure qu'ils sont homogènes: chaque cellule concourrait à la réalisation d'un même programme simple, c'est-à-dire à l'extension du système rampant. Quant à la production de filaments dressés, ce pourrait être un phénomène étroitement associé à la croissance du système rampant.

BIBLIOGRAPHIE

- MAGNE F., 1976 - Quelques caractères cytologiques particuliers du *Bachelotia antillarum* (Phaeophyceae, Ectocarpales). *Phycologia* 15: 309-319.
- PROVASOLI L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. In WATANABE A. & HATTORI A. (Eds.), *Cultures and collections of algae*. Proc. U.S.-Japan Conf. Jap. Soc. Plant Physiologists, Hakone 1966, pp. 63-75.
- SHANAB S., 1989 - Recherche des corrélations dans le thalle de la Phaeophycée *Bachelotia antillarum*. I: Corrélations au sein du système rampant. *Cryptogamie, Algol.* 10: 57-68.
- SHANAB S. & MAGNE F., (1984) 1985 - Influence de la lumière et de la pesanteur sur la morphogenèse du thalle de *Bachelotia antillarum* (Phaeophycée, Ectocarpacée). *Cryptogamie, Algol.* 5: 155-166.